ZUR KENNTNIS DER KNOSPENBILDUNG DER DONATIEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

ERNST EICHENAUER
AUS GIESSEN

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

MIT 33 FIGUREN IM TEXT

MARBURG
1915

Von der Fakultät angenommen am 19. Juni 1914.

Berichterstatter: Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt.

Sonderabdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger«, 45. Bd. 1915.

I.

Die Knospenentwicklung von Donatia ingalli und Donatia maza.

Unter den verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Poriferen nimmt die sogenannte Brutknospenbildung der Donatiiden insofern eine besondere Stellung ein, als sie zur völligen Individualisierung und Loslösung der durch sie entstandenen Individuen führt. Man hat diese Fortpflanzungsweise »Brutknospen«bildung genannt, obwohl es sich um eine echte Knospung handelt, weil der Vorgang recht charakteristisch und von der gewöhnlichen Art der Knospung doch einigermaßen verschieden ist, verschieden auch schon dadurch, daß es nicht zu einer Stockbildung kommt und dadurch, daß sich die Brutknospe in verhältnismäßig jugendlichem Zustand und nicht dann erst ablöst, wenn das neue Tier dem Muttertier in allem Wesentlichen gleicht, wie das z. B. nach Vasseur bei *Leucosolenia botryoïdes* der Fall ist (Korschelt — Heider).

Bei den meisten früheren Autoren findet sich für die Gattung statt des Namens *Donatia* die Bezeichnung *Tethya*. Carter führte 1813 den Namen *Donatia* ein. Er wies auf die Tatsache hin, daß mit dem Namen *Tethya* Tiere benannt wurden, die keinerlei Beziehungen zueinander hatten. Später wurde der Name *Donatia* wieder ungebräuchlich, bis ihn 1903 Thiele wieder einführte: »Bei strenger Anwendung der Nomenklatur muß *Tethya* für *Craniella* und *Donatia* für *Tethya* (*lyncurium* usw.) verwendet werden.«

Die heutige Gattung *Tethya* gehört zu den Tetraxoniden, während *Donatia*, die früher eine Mittelstellung zwischen Monaxoniden und Tetraxoniden einnahm, heute zu den Monaxoniden gestellt wird, und zwar nach Sollas System zur Unterordnung Spintharophora, der Gruppe Heterosclera, dem Demus Centrospinthora.

Die Donatiiden sind eine »homogene, gut abgegrenzte Gattung« (Lindgren). Nur innerhalb der Gattung sind die Grenzen der einzelnen Species oft stark verwischt. So gibt Hentschel eine Diagnose der »*Donatia ingalli* sens. ampl.«, die z. B. *Donatia maza* mitumfassen würde. Er ist der Meinung, daß abgeschlossene Formenkreise, in die ein be-

stimmtes Stück hineingehört oder nicht, vielleicht nicht gezogen werden können. Er glaubt vielmehr, daß die »Arten« sozusagen markierte »Punkte« innerhalb der Gattung darstellen, so daß es bei den meisten zu untersuchenden Stücken möglich sein wird, zu sagen, ob sie dem einen oder andern »Punkte« am nächsten stehen.

Lindgren teilt die Donatiiden nach dem verschiedenen Vorkommen der kleinen Aster, der Oxyaster und Chiaster (nicht Sphäraster), in 3 Gruppen ein:

1. Gruppe: Die kleinen Aster sind Oxyaster von 12—20 μ Durchmesser, sie können in Gestalt und Größe schwanken, die Spitzen sind aber nie tylot. Sie können ein dermales Lager bilden oder durch den ganzen Schwammkörper verbreitet sein. Alle dieser Gruppe zuzurechnenden Arten sind unter dem Namen *Donatia lyncurium* zusammengefaßt, von der man nach Sollas 4 Varietäten, eine mittelländische, südenglische, nordenglische und norwegische unterscheiden kann. Verbreitung: Küsten von Norwegen, England und Frankreich, Mittelmeer, Florida.

2. Gruppe: Die kleinen Aster sind tylote Chiaster von 6—16 μ Durchmesser, die ein dermales Lager bilden und in der Rinde diffus verteilt vorkommen können, und nicht tylote Oxyaster von 20—52 μ Durchmesser, die nur in der Tiefe des Schwammes sich finden. Verbreitung: Rotes Meer, Seychellen, Java, Amboina, Australien, Westküste von Mexiko, Rio de Janeiro. Die 6 Arten: *Donatia seychellensis* E. P. Wright, *D. ingalli* Bow., *D. philippensis* Lend., *D. laevis* Lend., *D. multifida* Carter und *D. maza* Selenka können unter dem Namen *Donatia ingalli* zusammengefaßt werden.

3. Gruppe: Die kleinen Aster sind tylote Chiaster von 8—26 μ Durchmesser, die dermale Lager bilden, aber auch in der Rinde, z. T. auch in inneren Teilen des Schwammes, verbreitet sind. Verbreitung: Philippinen, Java, Australien. Die Arten sind: *Donatia japonica* Sollas, *D. multistella* Lend., *D. corticata* Lend., *D. inflata* Lend. und *D. fissurata* Lend. Die ersten 4 »Arten« können als Varietäten von *D. japonica* Sollas aufgefaßt werden.

Dazu kämen noch einige von O. Schmidt nur mangelhaft beschriebene Formen aus dem Mittelmeer und dem Atlantischen Ozean.

Lindgren hält *Donatia lyncurium*, die nur Oxyaster besitzt, für die einfachste und ursprünglichste Form. In wärmeren Meeren haben sich die Oxyaster in dermale Chiaster mit tyloten Stacheln und choanosomale Oxyaster differenziert. So entstanden die Formen der 2. Gruppe. Durch Reduktion der Oxyaster der 2. Gruppe bildeten sich die Formen der *japonica*-Gruppe (3.).

Wenn diese Angaben Lindgrens auch etwas stark schematisiert sind, so sind sie doch geeignet, eine gewisse Klarheit in die schwierigen systematischen Verhältnisse innerhalb der Gattung *Donatia* zu bringen.

Über die überaus interessanten Knospungsvorgänge der Donatiiden berichtet als erster Bowerbank. 1862 und 1864 beschreibt er in kurzen Worten die äußerlich sichtbaren Erscheinungen der Knospenbildung von »*Tethya*« *lyncurium*, 1872 die Knospenbildung einer australischen Form, die er *Tethya ingalli* und einer norwegischen Form, die er *Tethya norvegica* nennt.

O. Schmidt hat 1866 und 1868 die Knospen von *Tethya lyncurium* etwas genauer untersucht. Er schreibt von einer Knospe: »... zeigt die volle Entwicklung der gefaserten Rindenschicht (des Muttertieres) um die gelbliche krümelige Centralmasse, in der Rinde die Sterne, während noch alle Nadeln vom Centrum ausgehen. Anzeichen, daß diese Jungen als äußere Gemmen entstehen, liegen nicht vor.«

Merejkowsky beschreibt 1878, besonders aber in einer zweiten Arbeit 1879/1880 die Knospenbildung bei einer sehr kleinen Form des Weißen Meeres und bei *Tethya lyncurium*. Auch seine Schilderungen beziehen sich lediglich auf die äußerlich sichtbaren Erscheinungen. Am interessantesten sind seine Beschreibungen von verzweigten Knospen. Er bildet eine ab, die fünf kleinere Knospen trägt. Meines Wissens ist dies nur noch später von Topsent beobachtet und ganz kurz erwähnt worden.

Selenka (1880) berichtet über Knospenbildung einer *Donatia*-Form aus der Bai von Rio de Janeiro, die er *Tethya maza* nennt. Er gibt an, daß diese Form zeitweise 300—400 Knospen abschnürt. Die Entwicklungsvorgänge in der Knospe konnte er nur unvollkommen verfolgen; die wenigen Angaben, die er macht, sind ungenau, so beschreibt er schon in der jungen Knospe ein Geißelkammersystem.

Die erste ausführlichere Arbeit über die Knospenentwicklung von *Tethya lyncurium* ist die von Deszö (1879 und 1880). Deszö gibt von den grob morphologischen Verhältnissen einige gute Abbildungen und teilt einige richtige Beobachtungen mit. Nach seiner Meinung entsteht die Knospe aus einer einzigen Zelle, die mit vielen andern in einer »Sprossenkapsel« aufbewahrt lag. Entsprechend den Vorgängen bei der Eientwicklung entsteht aus dieser Zelle eine Knospe im Zustand des dreischichtigen Entwicklungsstadiums. In diesem Stadium wird die Knospe durch »Nadelströmungen« abgestoßen. Diese in wenig überzeugender Weise vorgebrachte Ansicht hat von sämtlichen späteren Autoren eine scharfe Kritik erfahren. Ich möchte mich dem anschließen,

was Maas (1901) schreibt: »... sonst aber ist es schwer, auf diese Arbeit heute noch ernstlich zurückzukommen, in der z. B. berichtet wird, daß sich bei der Bildung der Nadeln der Zellkern zum Spiculum umforme«.

Vosmaer faßt alle bis 1887 veröffentlichten Beobachtungen zusammen. Er schildert das schnelle Wachstum der Knospen an einem Beispiel: die abgelöste Knospe eines 20 mm im Durchmesser messenden Schwammes erreichte in einem Monat diese Größe.

Sollas (1888) hat namentlich *Tethya seychellensis* genauer untersucht. Er weist auf die durchaus gleichartige Struktur der Knospe und der Rinde des Mutterschwammes hin. Unter der epithelialen Außenschicht der Knospe liegt eine dünne Schicht von Chiaster-Bildungszellen. Der Rest der Knospe besteht aus Granulazellen und fibrillösen Zellen in verschiedener Anordnung; die Granulazellen mehr innen, die fibrillösen mehr außen. Die Knospe ist durchaus solid, Geißelzellen und Kanalsystem fehlen vollkommen. Die Granulazellen sind 0,012 bis 0,0158 mm breit und etwa 0,0198 mm lang. Die einzelnen Körnchen haben einen Durchmesser von 0,0025 mm. Sphäraster fehlen in der Knospe.

v. Lendenfeld (1898) fand in den Distalkegeln von *Tethya lyncurium* Haufen von körnigen Zellen und außerdem rundliche, chitinöse Kapseln mit ähnlichen Zellen, die außen den Terminalflächen der Distalkegel anhafteten. Er läßt die Frage offen, ob diese Erscheinungen zueinander oder zu den Knospenbildungen in Beziehungen stehen. Von den chitinösen Kapseln schreibt er, sie seien möglicherweise »symbiotische Organismen«.

Topsent (1900) hat über die Nadelentwicklung in der Knospe von *Tethya lyncurium* einige bemerkenswerte Beobachtungen gemacht. Er schildert, wie in der jungen Knospe die Stabnadeln zunächst noch nicht radiär angeordnet sind. Manchmal überragen die Stabnadeln die Oberfläche der Knospe, manchmal tun sie das nicht. Nach seiner Meinung haben die von v. Lendenfeld beobachteten chitinösen Kapseln mit der eigentlichen Knospenbildung nichts zu tun; sie stellen vielmehr lediglich eine bei vielen Schwämmen zu beobachtende Art äußerer Granulabildung vor. Über die eigentliche Knospenbildung schreibt er: »Les bourgeons véritables tirent vraisemblablement leur origine de certains amas de cellules granuleuses qui se localisent dans l'épaisseur des verrucosités, tout près de la surface. En temps opportun, ces cellules granuleuses émigreraient peu à peu vers l'extérieur, le long des files de grands strongyloxes qui traversent les verrucosités. Des cellules ectodermiques et des scléroblastes destinés à fournir les diverses sortes de

spicules, suivant la même voie et se multipliant, complèteraient le corps du bourgeon.«

Maas (1901) hat die Knospenentwicklung von *Tethya lyncurium* genau untersucht. Nach seiner Meinung entstehen die Knospen aus einer Vielheit indifferenter Zellen, der Archäocyten. Aus diesen Archäocyten entwickelt sich das gesamte die Knospe bildende Material. Schon im Mark des Muttertieres, aus dem die Zellen den Nadelzügen entlang nach außen wandern, beginnt der Differenzierungsprozeß, so daß beim Hervorwölben die Knospe schon aus den verschiedenen Zellelementen besteht. Aus den amöboiden Archäocyten entstehen Übergangs-, sogenannte »Bildungs«zellen von bestimmterer, gestreckter Form als die Archäocyten, mit dichterem Chromatinnetz im Kern, ohne Nucleolus, mit mehr oder weniger zahlreichen Einlagerungen. Diese Bildungszellen stellen den Ausgangspunkt dar zur Bildung der spindelförmigen, der epithelialen und der Chiasterzellen. Die Scleroblasten der Stabnadeln und der Sphäraster gehen direkt aus den Archäocyten hervor. Die parenchymatösen Fasermassen sind Ausscheidungsprodukte der spindelförmigen Zellen. Die von v. Lendenfeld erwähnten Kapseln hält Maas für »einstweilen separiertes Material für spätere Knospenbildung«. Die festsitzende Knospe ist durchaus solid und besitzt keine Geißelzellen. Nach der Abstoßung der Knospe werden, nachdem die Knospe sich festgesetzt hat, aus den übriggebliebenen Archäocyten, die sich im Centrum des jungen Schwammes ansammeln und sich stark vermehren, die Geißelzellen gebildet. Die histologische Ausprägung dieser Zellen geht meist nicht Hand in Hand mit der morphologischen Ausprägung des Kanalsystems. Manchmal sind zuerst die Geißelkammern, manchmal zuerst die Hohlräume fertig. Der Rest der Archäocyten wird zu amöboiden Wanderzellen und zu Bildungselementen für die nächste Generation.

Außer den vorstehend zitierten Arbeiten, welche die Knospenbildung von Donatiiden ausführlicher behandeln, finden sich in der Literatur nur noch ganz kurze gelegentliche Bemerkungen verschiedener Autoren, z. B. Delage, Hentschel, Lindgren, Metschnikoff, Minchin, F. E. Schulze, Vaillant.

Hieraus ist ersichtlich, daß über die Knospenentwicklung der beiden Formen *Donatia ingalli* und *Donatia maza*, die ich meinen Untersuchungen zugrunde gelegt habe, wenig oder nichts bekannt ist.

Die nachfolgenden Untersuchungen beziehen sich lediglich auf die beiden Formen *Donatia ingalli* und *Donatia maza*, und zwar nur bis zum Stadium der Ablösung der Knospen vom Muttertier, da ich mir

weitere Stadien bis jetzt leider nicht verschaffen konnte. *Donatia lyncurium* wurde nur zu Vergleichszwecken herangezogen.

Der größte Teil des von mir benutzten Materials war dem hiesigen Zoologischen Institut vom Hamburger naturhistorischen Museum zu Untersuchungszwecken überlassen worden. Die Exemplare von *Donatia ingalli* stammen von den Seychellen, wo sie von Herrn Prof. Dr. Brauer in den Jahren 1895—1896 gesammelt worden sind, und von Viti. Die Stücke von *Donatia maza* sind von dem verstorbenen Marburger Professor Greeff im Jahre 1880 auf St. Thomé und auf Rolas gesammelt und konserviert worden. Dieses Brauersche und Greeffsche Material war früher Eigentum des Marburger Zoologischen Instituts, ist dann aber an das Hamburger Museum abgegeben worden.

Von Herrn Privatdozent Dr. W. Harms-Marburg erhielt ich einige von ihm auf Lanzerote gesammelte, gut konservierte, mit Knospen besetzte Exemplare von *Donatia maza* von der Ostküste dieser Insel. Dies gab mir die erwünschte Gelegenheit zu Vergleichen zwischen diesen frischkonservierten Stücken und dem schon recht alten Hamburger Material. Zu meiner großen Genugtuung konnte ich konstatieren, daß dieses Material sich noch in durchaus brauchbarem Zustande befand.

Von Herrn Prof. Dr. O. Maas in München erhielt ich eine Anzahl von Knospen und einige Stücke Mutterschwamm von *Donatia lyncurium* von Cypern. Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. Maas für diese große Liebenswürdigkeit bestens zu danken.

Außerdem wurden einige Exemplare von *Donatia lyncurium* von der Zoologischen Station in Neapel bezogen.

Zu großem Dank verpflichtet bin ich Herrn Dr. Hentschel in Hamburg für die Bereitwilligkeit, mit der er mir einige Stücke bestimmte und mir einige wertvolle Auskünfte gab.

Es ist mir sehr schmerzlich, an dieser Stelle Herrn Professor Dr. v. Lendenfeld nicht mehr danken zu können, der mir noch kurz vor seinem Tode über einige wichtige Fragen die liebenswürdigste Auskunft gab.

Einige Knospen zerlegte ich, nachdem ich sie sorgfältig in ganz hartes Paraffin eingebettet hatte, mit den Nadeln, so gut das eben gehen wollte, in Schnitte. Weitaus die meisten Stücke habe ich zuvor entkieselt. Zu diesem Zweck benutzte ich, um die überaus lästige reine Flußsäure zu umgehen, eine wässerige Lösung von Natriumfluorid (Kahlbaum-Berlin) mit einem Zusatz von Salzsäure. Ich machte das gewöhnlich so, daß ich eine kaltgesättigte Lösung von Natriumfluorid in 40 % igem Alkohol herstellte, der ich dann 10—12 Tropfen konzen-

trierter Salzsäure zusetzte. In dieser Flüssigkeit, die ich zu jeder Entkieselung frisch herstellte und in einem mit Paraffin ausgegossenen Fläschchen aufbewahrte, ließ ich die Schwammstücke je nach der Größe 15—50 Stunden. Nach einigen Mißerfolgen hatte ich es erreicht, daß ich die Objekte immer im richtigen Moment, d. h. dann, wenn die Kieselsubstanz gerade gelöst war, aus der Säure herausnehmen konnte. Sie wurden dann sorgfältig in 40 % igem Alkohol ausgespült und dann weiter behandelt. Ich habe nie gefunden, daß die Gewebe durch diese Behandlung, die sicherlich schonender als die Anwendung reiner Flußsäure ist, litten. Auf diese Weise habe ich etwa 100 Knospen, teils mit, teils ohne anhängenden Mutterkörper in vollständige Schnittserien von 5—10 μ zerlegt. Die Schnitte färbte ich nach verschiedenen Methoden; die besten Resultate ergab eine Färbung mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit 2 % igem Säurefuchsin.

Außer diesen Schnittserien habe ich zur Untersuchung des Nadelverlaufes in der Knospe etwa 200 Totalpräparate von Knospen angefertigt.

Entwicklung des Nadelskelettes in den Knospen von *Donatia ingalli* und *Donatia maza*.

Wie schon alle früheren Autoren (Bowerbank, Selenka, Deszö usw.) berichten, erfolgt die Knospenbildung der Donatiiden an den Enden der radiären Nadelbündel des Schwammes. Fig. 1 und 2 geben typische Abbildungen davon, wie die Knospen dem Mutterkörper ansitzen. Die Nadeln als solche sind auf diesen, wie auch auf allen späteren Schnittbildern, nicht gezeichnet, da sie mit Flußsäure entkieselt sind. Es sind lediglich die Hohlräume gezeichnet, die jedoch genau die Form und Lage der verschwundenen Nadeln angeben.

Aus dem Innern des Schwammes treten starke Nadelbündel nach außen. Sie durchbrechen das auf den Abbildungen hell gehaltene Mark mit seinen Hohlräumen und Kammergängen und dann die dunkler gezeichnete Rinde. Diese ist durch große subdermale Hohlräume in eine äußere und innere geteilt, die sich auch dadurch unterscheiden, daß die innere viel faseriger ist als die äußere, während in der letzteren die einzelnen Zellelemente den größten Raum ausfüllen. Zahlreiche Sphäraster haben ihre Lage in der Rinde, am zahlreichsten in der inneren Schicht. Die Nadeln der Knospe stehen, wie man deutlich auf den Figuren erkennen kann, in unmittelbarem Zusammenhang mit den Radiärbündeln des Mutterschwammes. Es sieht aus, als ob die Radiärbündel vom Innern des Schwammes bis zu den Enden der Knospen reichten. In Wirklichkeit sind aber die Knospennadeln neugebildete

Verlängerungen der mütterlichen Nadeln; sie sind auch bedeutend schlanker.

Im Verlauf der Knospung verlängern sich die Nadeln immer mehr über die Oberfläche der Distalkegel des Mutterschwammes hinaus, bis die Knospe schließlich an einem mehr oder weniger langen Stiele sitzt, von dem sie sich, wenn sie ausgewachsen ist, ablöst und so frei wird.

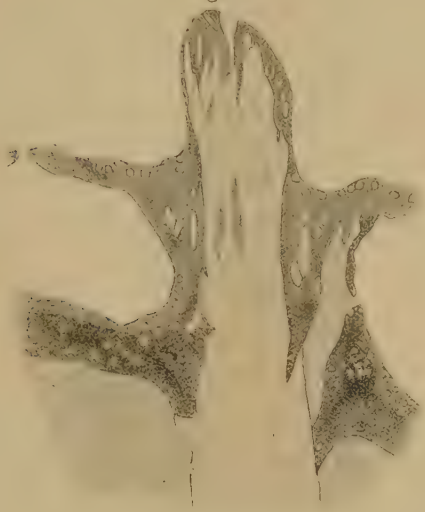
Der Verlauf der Nadelbildung innerhalb der Knospe und die Entwicklung des Nadelskelettes ist sehr charakteristisch. Die Ausbildung des Nadelskelettes und die histologische Differenzierung der verschie-

Fig. 1.

denen Zellelemente geht Hand in Hand. Durch zahlreiche Vergleiche an Hand meines reichhaltigen Materials konnte ich feststellen, daß man in der Lage ist, aus der Nadelstellung einen einigermaßen sicheren Schluß auf die histologische Entwicklungsstufe der Knospe zu ziehen. Anderseits kann man, wenn Schnittbilder vorliegen, welche die einzelnen Zellelemente und vor allem ihre Anordnung erkennen lassen, ziemlich genau bestimmen, wie weit die Ausbildung des Nadelskelettes in der betreffenden Knospe gediehen ist. Diese Methode ist natürlich nicht so genau, daß man etwa zu jeder der weiter unten beschriebenen und abgebildeten Ausbildungsstufe des Nadelsystems eine genaue Diagnose der histologischen Differenzierungsstufe des Knospengewebes geben könnte. Jedenfalls ermöglicht sie es aber, daß man aus der Nadel-

stellung mit ziemlicher Genauigkeit das relative Alter der Knospe bestimmen kann, eine Möglichkeit, die durch den Vergleich der verschiedenen Größen der Knospen nicht gegeben ist. Man findet ganz junge

Fig. 2.



Knospen von annähernd 2 mm und ganz reife von $^1/_2$ mm Größe; hieraus ist ersichtlich, daß die Größe bei der Knospenentwicklung ein durchaus unmaßgeblicher Faktor ist.

Fig. 3.

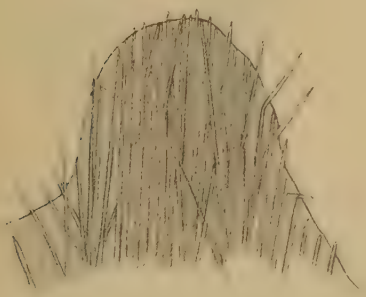
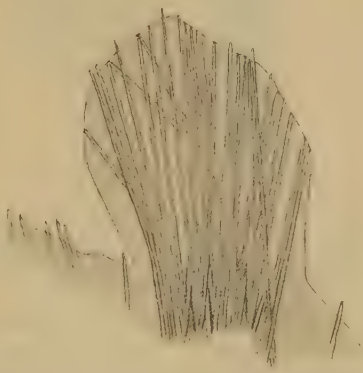


Fig. 4.



Dieses und das Folgende gilt sowohl für Knospen von *Donatia ingalli* wie *Donatia maza*, wie sich überhaupt in diesen Beziehungen beide Formen durchaus gleich verhalten und nicht zu unterscheiden sind.

Wenn die junge Knospe anfängt sich über die Oberfläche des Muttertieres hervorzuwölben, so sind die sich bildenden Stabnädelchen

Verlängerungen der Nadelstränge des Mutterschwammes, die, in der Richtung dieser Nadelstränge einander völlig parallel laufend, die Knospe vollständig ausfüllen (Fig. 3). Die Knospe ist noch nackt, Chiaster sind noch nicht ausgebildet.

Ist die Knospe etwas weiter gediehen, so beginnen die Nadeln sich am Grunde der Knospe etwas zusammenzuschließen; die Bildung des Stieles beginnt (Fig. 4). Noch immer ist die Oberfläche nicht durch Chiaster verhärtet.

Fig. 5.

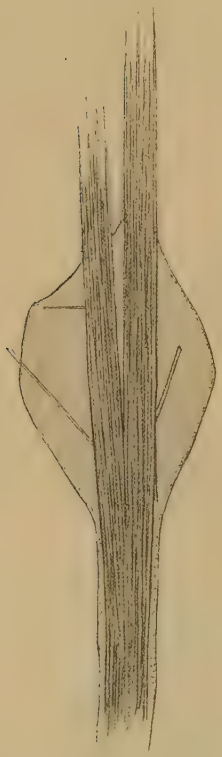


Fig. 5 zeigt ein Stadium, in dem der Stiel schon deutlich entwickelt ist; die Nadeln laufen noch ziemlich parallel. Allmählich beginnt die Ausbildung der Chiaster, die in diesem Stadium die Knospe am Grunde ziemlich voll-

Fig. 6.

ständig, weiter oben nur lückenhaft bedecken, wie man bei stärkerer Vergrößerung erkennen kann.

Während bei dem Stadium von Fig. 5 die Nadeln noch ziemlich parallel verlaufen, wird auf dem Stadium, das Fig. 6 zeigt, durch noch dichteres Zusammenschließen der Nadeln am Grund der Knospe eine fächerartige Anordnung erreicht. Der Umstand, daß bei dem Stadium von Fig. 5 die Nadeln die Knospenoberfläche weit überragen, während dies bei dem älteren Stadium von Fig. 6 nicht der Fall ist, ist, wie weiter unten gezeigt wird, für die Beurteilung des Alters der Knospe bedeutungslos. Langsam wird der Chiasterüberzug vollständig, sogar Sphär-

aster können in diesem jungen Stadium schon vorhanden sein, wie die Figur zeigt.

Unterdes hat schon ein andrer Faktor begonnen einzusetzen, der aber hauptsächlich von nun an die charakteristischen Veränderungen, die die Knospe erleidet, verursacht. Es sind dies parenchymatöse Fasermassen, welche in unten noch näher zu beschreibender Weise zwischen den Stabnadeln in mit fortschreitender Entwicklung immer größer werdender Menge ausgebildet werden und die Nadeln auseinander drängen. Auf diese Weise, und auch durch weiteres Zusammenschließen der Nadeln am Stiele, werden die Nadeln, die seither

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

noch ziemlich parallel liefen, mehr und mehr fächerartig angeordnet (Fig. 7 ff.).

Wie Fig. 7 zeigt, beginnt die Wirkung der Fasermassen demnächst langsam an der Oberfläche der Knospe. Bei Fig. 8 ist schon eine deutliche Sonderung in einzelne Nadelzüge zu erkennen, die dann bei dem Stadium, das Fig. 9 wiedergibt, überaus deutlich ist. Dieses letztere

Stadium ist sehr wichtig und typisch; sehr häufig findet man Knospen, die eine solche oder ganz ähnliche Nadelstellung aufweisen. Diese Ausbildungsstufe dürfte mit der von Maas beschriebenen identisch sein, denn er schreibt von einer fächerförmigen polaren Anordnung der Nadeln. In diesem Stadium lösen sich nach Maas die Knospen von *Donatia lyncurium* ab. »Diese fächerförmige Anordnung ist auch noch in der abgelösten Knospe zu erkennen.« Bei den hier zu beschreibenden

Fig. 10.

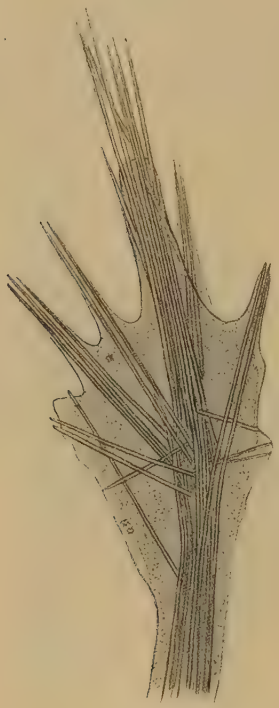


Fig. 11.

Formen geht die Entwicklung an den festsitzenden Knospen noch weiter.

Der Fächer wird breiter, der Punkt, an dem die einzelnen Nadelzüge zusammenlaufen, rückt vom Grunde der Knospe allmählich nach dem Mittelpunkt derselben (Fig. 10). Die fächerförmige Anordnung geht langsam in eine radiäre über (Fig. 11), bis diese schließlich, wie Fig. 12 zeigt, im weitesten Maße erreicht wird. Eine große Anzahl feiner und feinster Nadelbündel stoßen im Centrum der Knospe zusammen. Der Stiel, der auf der Figur noch deutlich zu erkennen ist, wird länger und dünner und ist schließlich so fein wie die andern Nadelbündel, die über die Oberfläche der Knospe hervorragen, so daß

man, wenn man die Knospe abgelöst hat, nicht mehr zwischen Stiel und Nadelbündeln unterscheiden kann.

In diesem Stadium löst sich die Knospe ab. Die Entwicklung des Nadelskelettes ist also bei den festsitzenden Knospen von *Donatia ingalli* und *Donatia maza* viel weiter vorgeschritten, als das nach Maas bei *Donatia lyncurium* der Fall ist, denn dort wird die radiäre Anordnung der Nadeln erst lange nach dem Freiwerden der Knospe erreicht. Bei den hier zu beschreibenden Formen ist sie stets schon lange vor der Ablösung vorhanden.

Fig. 12.

Merkwürdig ist es, daß bei vielen Knospen die Nadeln nur wenig oder gar nicht über die Oberfläche hervorragen (Fig. 6—8), während dies bei vielen andern, auf derselben Entwicklungsstufe stehenden, in ausgesprochenem Maße der Fall ist, so daß groteske Formen wie Fig. 5, 9—12 entstehen. Man kann oft beobachten, daß ein Muttertier Knospen von beiderlei Form hervorbringt. Diese Erscheinung ist sicherlich nicht auf Kontraktionen bei der Konservierung zurückzuführen, wie man meinen könnte. Topsent meint, die überstehenden Nadeln dienten zum Anheften der freigewordenen Knospen am Boden usw. und stellt eine Theorie auf, wonach auf sicherer Grundlage sitzende junge Schwämmchen eine glattere Oberfläche haben, während auf unsicherem, beweglichen Boden angeheftete Exemplare die Stabnadeln über die Oberfläche hinaus verlängern, um durch Fremdkörper, die sich zwischen diesen festsetzen, ihre eigne Stabilität zu vergrößern. Durch diese Theorie wäre die von v. Lendenfeld gemachte Beobachtung zu erklären, daß auf ungeeigneter, labiler Unterlage sitzende Schwämmchen auf ihrer ganzen Oberfläche mit Sandkörnern und Muschelstückchen bedeckt sind.

Die großen Sphäraster kommen überaus unregelmäßig vor. Zuweilen findet man sie in der jungen Knospe in erheblicher Anzahl, zuweilen in reifen Knospen gar nicht. Ihre Hauptentstehungszeit scheint, wie das Maas auch schon bei *Donatia lyncurium* festgestellt hat, in die Zeit nach dem Freiwerden der Knospe zu fallen. Sie liegen in der Knospe erheblich tiefer als die Chiaster, doch findet man zuweilen Knospen (und zwar von *Donatia ingalli* und *Donatia maza*), bei denen sie merkwürdigerweise dicht unter der Oberfläche liegen, sogar darüber hervorragen (Fig. 32).

II.

Die feineren Bauverhältnisse bei der Knospenentwicklung der Donatien.

Wer sich bemüht hat, die histologischen Verhältnisse derartiger Kieselschwämme wie der Donatien festzustellen, wird wissen, daß dies nicht ganz leicht ist. Soweit es möglich war, versuchte ich den feineren Bau der Knospen zu ergründen. Bezüglich der dabei angewandten Methoden und der gröberen Morphologie der Knospen darf ich auf die vorhergehende Darstellung verweisen. Die beiden von mir untersuchten *Donatia*-Arten sollen getrennt behandelt werden.

Donatia ingalli.

Beim Betrachten von irgendwelchen Schnittbildern aus irgendeiner *Donatia*-Knospe kann man sofort die große Ähnlichkeit des Knospengewebes mit dem Gewebe der Rindenschicht des Mutterschwammes feststellen. Beim näheren Zusehen ist zu erkennen, daß in der Knospe keinerlei Zellelemente vorhanden sind, die man nicht auch in der Rinde finden könnte. Auf diesen Umstand haben frühere Forscher, als erster wohl O. Schmidt, schon aufmerksam gemacht.

Die Zellelemente sind von außerordentlicher Kleinheit, Einzelheiten der Zelle liegen oft an der Grenze der Sichtbarkeit.

Bei *Donatia ingalli* fallen am meisten ins Auge verhältnismäßig große, bläschenartige Zellen mit deutlich sichtbarer Umgrenzung, die mit zahlreichen deutlich gefärbten Körnchen angefüllt sind. Es sind dies nadelbildende Granulazellen (Fig. 13 und andre). Sie sind die größten Zellen des Schwammes. Ihr Durchmesser beträgt etwa 14,3 : 10,4 μ. Sie sind von ziemlich unveränderlicher, länglichrunder Gestalt. Der Kern ist außerordentlich klein, hell, oft mit deutlichem, nicht sehr dichtem Chromatingerüst und mit 1, 2 oder 3 Nucleolen ver-

sehen. Das spärliche Protoplasma ist in dünner Lage um die Peripherie der Zelle gelagert und zieht von dort aus in feinen Fäden durch den Zellraum und bildet so ein zartes Fadennetz. In diesem Netze aufgehängt sind zahlreiche, stark färbbare Körnchen, die etwa so groß wie der Kern, oder kleiner sind. Es ist dies die kieselbildende Substanz. Diese Zellen sind nach meiner Auffassung die Bildner der Stabnadeln. Man findet sie überall da, wo Stabnadeln gebildet werden, also besonders in der jungen Knospe. Sie sitzen den Nadeln auf, besonders an den Spitzen, die verlängert werden. Wenn sie ihre Granulationen abgegeben haben, wandern sie ins Gewebe zurück (Fig. 14). Ich habe leider nicht feststellen können, was aus diesen Zellen, die ihre Granulationen ausgeschieden haben, wird. Wahrscheinlich zerfallen sie.

Fig. 13.

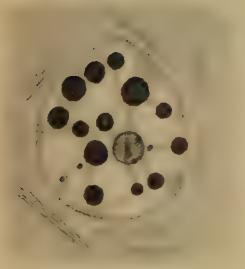
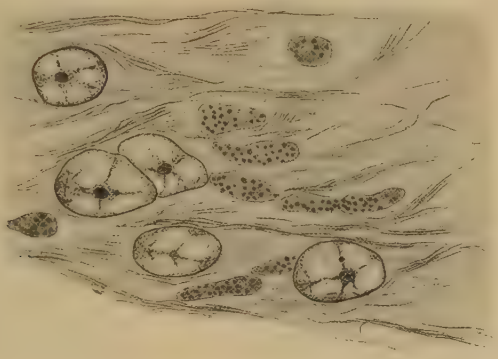


Fig. 14.



Maas beschreibt (1900) die Bildner der Stabnadeln von *Donatia lyncurium* als Zellen von indifferentem Charakter, die den Archäocyten sehr ähnlich sind und, wie er 1901 dann angibt, auch aus diesen entstanden sind. Die Stabnadelbildner von *Donatia ingalli* und, wie wir sehen werden, von *Donatia maza* sind in keiner Weise archäocytenähnlich. Aus ihrem ganz andersartigen, überaus typischen Aussehen und ihrer Größe, welche die der Archäocyten nicht unbeträchtlich übertrifft, glaube ich schließen zu müssen, daß sie selbständige Elemente des Schwammes sind, die nicht aus den Archäocyten entstanden sind, zumal ich auch Übergänge zwischen beiden Zellformen nie gefunden habe.

Aus den Stabnadelbildnern entstehen die Bildungszellen der Sphäraster und Chiaster (Fig. 15, 16, 17). Es sind dies Zellen, die, mit Ausnahme der geringeren Größe, genau so aussehen wie die großen Bildungselemente der Stabnadeln. Maas beschreibt die Sphärasterbildner

ebenfalls als archäocytenähnliche, nur kleinere Zellen, die auch aus den Archäocyten hervorgegangen sind.

Fig. 15 zeigt den von einem durch Flußsäure fast ganz aufgelösten Sphäraster gebildeten Hohlraum. Man kann deutlich erkennen, wie die Scleroblasten dem Stern aufgesessen haben, um ihm die Kieselausscheidung zu vergrößern. Auch diese Zellen kann man nach erfolgter Ausscheidung ihrer Granulationen herumliegen sehen.

Während Stabnadeln und Sphäraster von vielen Granulazellen aufgebaut werden, wird zur Bildung der kleinen Chiaster nur je eine Zelle verbraucht. Der Chiaster entsteht innerhalb seiner Bildungszelle

Fig. 15.

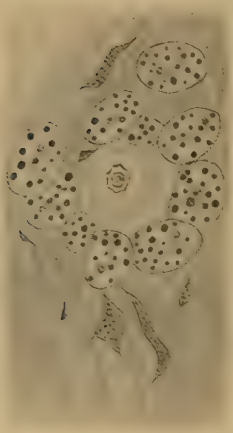


Fig. 16.

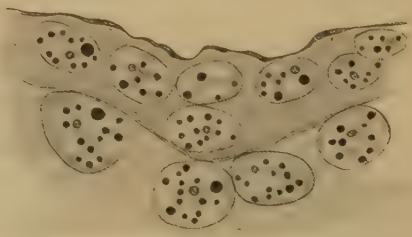
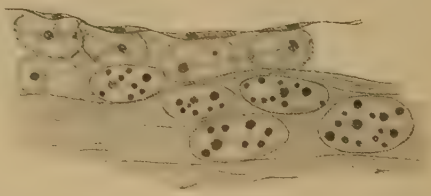


Fig. 17.



und liegt, auch wenn er fertig ist, von der Zellmembran umgeben. Die Scleroblasten ähneln sehr denen der Sphäraster (Fig. 16).

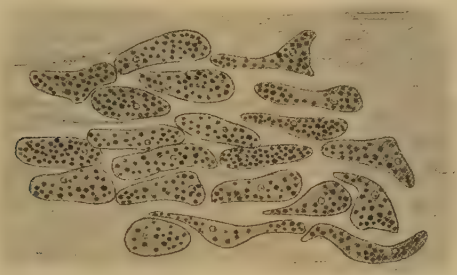
Maas gibt 1901 von den Chiasterbildungszellen von *Donatia lyncurium* an, sie hätten den indifferenten Charakter verloren und wären aus den »Bildungszellen« hervorgegangen. 1900 beschrieb er und bildete ab Mutterzellen dieser Chiasterbildung, die etwa doppelt so groß als diese sind. Jedenfalls sind seiner Meinung nach die Scleroblasten der Chiaster nicht direkt aus den Archäocyten hervorgegangen, wie die der andern Nadelformen, nur indirekt insofern, als Produkte der Archäocyten, die »Bildungszellen«, der Ausgangspunkt zu ihrer Entstehung sind.

Neben diesen überaus charakteristischen Granulazellen findet man etwas kleinere, amöboide Zellen, die den von Maas beschriebenen Archäocyten entsprechen dürften (Fig. 18). Diese Archäocyten sind

von sehr variabler Form, doch ist die Zellumgrenzung meist deutlich erkennbar. Sie sind stark plasmahaltig und erscheinen deshalb viel dunkler als die Granulazellen. Auch hier ist der Kern sehr klein, hell, bläschenartig, mit 1—2, seltener 3 Nucleolen. Die Archäocyten sind ebenfalls mit zahlreichen Granulationen, die hier ziemlich gleich groß sind, angefüllt.

Nach den Maasschen Untersuchungen sind die Archäocyten der Ausgangspunkt zur Bildung aller übrigen Zellelemente der Knospe. Die Umbildung wird nach Maas bewerkstelligt mit Hilfe sogenannter Übergangs- oder Bildungszellen. Es sind dies ganz typische Zellen, die kleiner und weniger amöboid als die Archäocyten sind, zahlreiche Körncheneinlagerungen und einen Kern von dichtem Gefüge haben. Diese Zellen soll man zahlreich in den Knospenherden, manchmal auch

Fig. 18.



schon beim Heraufwandern aus dem mütterlichen Gewebe, erkennen können.

Nach meinen Untersuchungen gehen bei *Donatia ingalli* aus den Archäocyten allerdings die spindelförmigen und die epithelialen Zellen und indirekt die parenchymatöse Fasersubstanz hervor, aber die Umbildung erfolgt in einer weniger schematischen Weise, insofern als Übergangszellen von so charakteristischer Form, wie sie Maas bei *Donatia lyncurium* beschreibt, nicht vorhanden sind. Aus den Archäocyten gehen durch Teilung kleinere, körnchenbeladene, stark amöboide Übergangszellen hervor (Fig. 19), die mit ihrer sehr veränderlichen Form mit den bestimmt gestalteten »Bildungszellen« nicht verglichen werden können. Solche Übergangszellen liegen oft in dichten Haufen zusammen. Allmählich nehmen sie dann festere Formen an — Übergänge dieser Art zeigt Fig. 20 — und sind schließlich zu spindelförmigen oder abgeflachten, epithelartig angeordneten Zellen geworden.

Die spindelförmigen Zellen (Fig. 20) sind von sehr verschiedener Größe, aber stets von der gleichen langgestreckten Form, die an beiden

Enden in einen feinen Faden ausläuft. Der Kern ist verhältnismäßig groß, chromatinreich, mit 1—2 Nucleolen. Die größeren spindelförmigen Zellen haben meist Granulakörperchen aus ihren Ausgangselementen übernommen. Diese Körnelung geht bei der langsamen Umwandlung in faserige Substanz verloren.

Die epithelialen Zellen sind flach und langgestreckt (Fig. 33). In ihrer Struktur gleichen sie sehr den spindelförmigen Zellen. Sie sind reich an Plasma und besitzen einen chromatinreichen, ziemlich großen Kern. Sie finden sich in der Knospe erst in einem ziemlich späten Entwicklungsstadium, wenn sie zur Bedeckung der Oberfläche oder zur

Fig. 19.

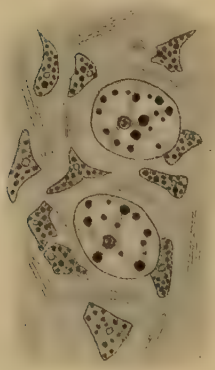


Fig. 20.

Auskleidung der Hohlräume gebraucht werden. Ich habe sie stets nur an diesen Orten, niemals lose im Gewebe gefunden, wo sie nach Maas dadurch, daß sie sich mit ihren Fortsätzen aneinander legen, Zellreihen bilden können.

Wie ich oben schon vorgreifend bemerkte, halte ich die spindelförmigen Zellen für den Ausgangspunkt zur Faserbildung. Maas ist andrer Ansicht. Er schreibt: »Die Bildungszellen, zuerst dichter gepackt, scheiden durch Veränderung ihrer peripheren Teile die Zwischensubstanz aus und geraten dadurch immer weiter auseinander. Schon während der Abscheidung, mehr noch nachher, zeigt sich eine faserige Struktur, die mit der Hervorwölbung der Knospe immer deutlicher wird. Zellen sind stets äußerst spärlich in diesen ungemein entwickelten Fasermassen aufzufinden und haben mit deren Genese nichts zu tun . . . Übergangsstadien von faserigen gestreckten Zellen zu solchen Fasern habe ich trotz allen Suchens nicht finden können.«

Ich bin nach meinen Bildern zu andern Resultaten gekommen. Wie Fig. 20, 21 und 22 zeigen, kann man die Umbildung der spindelförmigen Zellen zu Fasern unmittelbar verfolgen. An den Maasschen Abbildungen, besser noch an meinen, kann man sehen, daß die gestreckten Zellen in lange Fäden auslaufen. Diese Fäden werden immer länger. Der Zelleib wird undeutlich und löst sich schließlich ganz auf. An vielen Stellen kann man, wie Fig. 21 zeigt, die isolierten Kerne an den Stellen, an denen die Zellen aufgelöst worden sind, liegen sehen. Auf andern Bildern (Fig. 22), kann man den Umriß der Spindelzelle

Fig. 21.

Fig. 22.

noch deutlich erkennen, das Innere der Zellen aber ist in einzelne Fasern aufgelöst. In dem fertig ausgebildeten Fasergewebe sind, wie Maas schreibt, Zellen allerdings sehr selten, aber in sich bildendem Fasergewebe findet man stets und häufig Spindelzellen und alle Übergänge zu den Fasern.

Nach meiner Meinung sind demnach in der Knospe von *Donatia ingalli* 2 Gruppen von Zellen zu unterscheiden, nämlich die Gruppe der nadelbildenden Zellen und die der Archäocyten, die die weiteren Zellelemente liefert. Maas unterscheidet bei *Donatia lyncurium* nur eine Gruppe von Zellen, da seiner Meinung nach alle Bildungselemente der Knospe aus Archäocyten hervorgegangen sind. Ich kann mich dem bezüglich *Donatia ingalli* (und *Donatia maza*) nicht anschließen, da ich es für höchst unwahrscheinlich halte, daß die großen, festumgrenzten,

bläschenartigen Granulazellen aus den kleineren, amöboiden Archäocyten hervorgegangen sein könnten.

Nach Maas sind die bei *Donatia lyncurium* zur Knospenbildung verwandten Archäocyten »nicht einfache Ansammlungen dieser in der Rinde auch sonst diffus vorkommenden Elemente, sondern sie stammen aus tieferen Teilen des Schwammes und wandern dann den Nadelzügen entlang nach oben bzw. außen«. Es würde somit, da die Archäocyten den Ausgangspunkt für alle Bestandteile der Knospe darstellen, das Mark des Mutterschwammes die Urheimat der Knospe sein. Der Aufenthalt in der Rindenschicht des Schwammes würde lediglich als Zwischenstation auf dem Wege zum Bestimmungsort, der Knospe, aufzufassen sein.

Nach meinen Untersuchungen trifft dies bei *Donatia ingalli* nicht ohne weiteres zu.

Für die Archäocyten möchte ich auch bei *Donatia ingalli* das mütterliche Mark als Herkunftsort annehmen, denn man kann an einer Reihe von Schnittbildern erkennen, daß Archäocyten aus dem Mark den Nadelzügen entlang nach außen wandern. Im Augenblick der Knospenbildung ist aber die überwiegende Mehrzahl der Archäocyten schon in der Rindenschicht angesammelt, denn an den Stellen des Muttertieres, an denen Knospenbildung vorhanden ist, ist die Zuwanderung von Archäocyten aus dem Innern so gering, daß sie nicht in Betracht kommt. Es ist wahrscheinlich, daß, lange bevor eine Hervorwölbung der jungen Knospe erkennbar ist, die Archäocyten aus dem Innern des Schwammes hervorwandern, so daß sie bei beginnender Knospenbildung schon bereit liegen, denn die wenigen, jetzt noch folgenden, sind bedeutungslos.

Was die Granulazellen anlangt, die, wenigstens zu Beginn der Knospenbildung, eine wichtigere Rolle als die Archäocyten spielen, und die, wie wir gesehen haben, genetisch nichts mit diesen zu tun haben, so stammen sie lediglich aus der Rinde. Ich habe nirgends im Mark Granulazellen gefunden. Dies dürfte einen wichtigen prinzipiellen Unterschied im Verhalten von *Donatia lyncurium* und *Donatia ingalli* darstellen.

Der Differenzierungsprozeß der Archäocyten in die übrigen Zellelemente ist nach Maas bei *Donatia lyncurium* weder zeitlich noch lokal abgegrenzt. Er beginnt schon längst vor Hervorwölbung der Knospe im Innern des Schwammes. Als erster Schritt der geweblichen Ausprägung erfolgt die Differenzierung der Scleroblasten und die Ausscheidung der Spicula an der Grenze von Rinde und Mark, aber noch innerhalb des letzteren.

Bei *Donatia ingalli* liegen die Verhältnisse ganz anders. Ich habe

nirgends beobachten können, daß die Archäocyten sich schon im Mark des Muttertieres differenzieren, noch weniger, daß dort schon Spicula ausgeschieden werden, da ja die dies besorgenden Granulazellen im Mark nicht angetroffen werden. Der Differenzierungsprozeß beginnt erst in der Rinde, wo, wie wir gesehen haben, die Archäocyten bei beginnender Knospenbildung angesammelt liegen, und wird dann später in der hervorgewölbten Knospe fortgesetzt. Die Ausscheidung der Spicula erfolgt stets erst beim Hervorwölben der Knospe. Es ließ sich auf keinem meiner vielen Schnittbilder feststellen, daß mitten im mütterlichen Gewebe Nadeln ausgeschieden werden, die dann an ihren Bestimmungsort transportiert werden müßten, sondern die Ausscheidung erfolgt an Ort und Stelle, wo die Nadeln zu liegen kommen. Das kann man schon daraus schließen, daß leere Granulazellen, also solche, die ihre Körnchen zu Nadelbildungen abgegeben haben, nur in der Knospe, nie in der Rinde gefunden werden.

Die innere Rindenschicht ist bei *Donatia ingalli* überaus stark gefasert, namentlich die Grenze zwischen Rinde und Mark ist so fest, daß es auch kaum möglich wäre, nichtamöboide, festgestaltete Zellen oder gar Spicula durch das überaus dichte Gefüge hindurchzutransportieren. Dies ist möglicherweise der Grund, warum der Differenzierungsprozeß erst in der Rinde beginnt.

Sämtliche zur Knospenbildung gebrauchten Zellelemente liegen in der Rinde diffus verteilt. Der innere faserige Teil der Rindenschicht enthält, wie schon eingangs erwähnt, bedeutend weniger als der äußere, außerhalb der Subdermalräume gelegene. Besonders die Granulazellen finden sich vorzugsweise dort. Sie sind ziemlich gleichmäßig verteilt. Abgesonderte Haufen von Granulazellen sind ebensowenig vorhanden wie solche von Archäocyten. Nur an den Stellen, wo die Knospe ausgebildet wird, und manchmal dicht unter der Oberfläche in den Distalkegeln, häufen sie sich an. Kapselartige Gebilde, wie sie von Lendenfeld, Topsent und Maas bei *Donatia lyncurium* beobachtet wurden, »für die die Umhüllung mit einer sponginartigen Kapsel und die Skeletlosigkeit charakteristisch ist« (Maas) und in der die zahlreichen Zellen sich zu größeren Klumpen vereinigen können, sind bei *Donatia ingalli* nicht vorhanden. Auch das Fehlen dieser für *Donatia lyncurium* charakteristischen Kapseln, die Maas für einstweilen angesammeltes Reservematerial für spätere Knospenbildung hält, stellt einen wesentlichen Unterschied zwischen den beiden Formen dar.

Der eigentliche Vorgang der Knospenbildung stellt sich bei *Donatia ingalli* folgendermaßen dar: Die Entwicklung beginnt damit, daß sich an den Enden der radiären mütterlichen Nadelbündel eine große Anzahl von Granulazellen ansammeln. Genau so wie Maas das Wandern

der Zellen aus dem Innern des Schwammes nach außen geschildert hat, so ziehen die Zellmassen aus der Rinde zur Knospe. In Fig. 23 habe ich abzubilden versucht, wie Granulazellen sich in Mengen durch die Fasermassen drängen. Das Hinneigen nach dem Ort ihrer Bestimmung ist auf den Schnittbildern sehr deutlich zu erkennen; man vermeint die Zellen wandern zu sehen. In ganz der gleichen Weise wandern die übrigen Zellarten. Fasern werden nach meiner Beobachtung nur spärlich aus der Rinde übernommen; die Hauptmasse wird in der Knospe neu gebildet. Die an den Nadelenden angesammelten Granulazellen beginnen mit der Ausscheidung von Kieselsubstanz zu Spicula, die, wie schon oben dargestellt, Verlängerungen der mütterlichen Nadeln sind. So ist die Spiculabildung der erste Akt innerhalb der jungen Knospe. Die junge Knospe, in der naturgemäß die Nadelbildung am intensivsten betrieben wird, besteht fast ausschließlich aus Granulazellen, die ihr Inneres beinahe völlig ausfüllen (Fig. 24). Alle andern Zellelemente treten ihnen gegenüber stark in den Hintergrund. Spindelförmige Zellen und deren Produkte, die Fasern, sind noch verhältnismäßig häufig. Archäocyten sind nur ganz vereinzelt anzutreffen. Epitheliale Zellen fehlen vollständig; sie sind jetzt noch unnötig, die Knospe bedarf ihrer noch nicht zur Umkleidung der Oberfläche, da sie die Möglichkeit haben muß, sich weiter auszudehnen. Chiaster oder deren Bildungszellen sind aus demselben Grunde noch nicht vorhanden. Von den zahlreichen Chiastern, die die Oberfläche des Mutterschwammes in dichter Lage besetzt halten, werden keine in die Knospe übernommen. Die Granulazellen sind eifrig am Kieselausscheiden; überall sieht man entleerte Zellen liegen, ohne daß ich feststellen konnte, was aus ihnen wird.

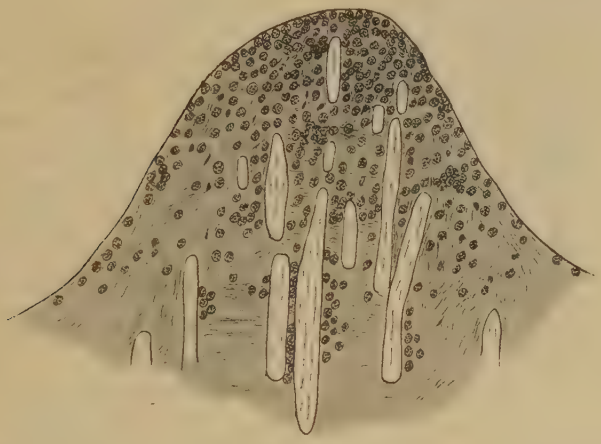
Fig. 23.

Nach und nach folgen die übrigen Zellelemente, auch Archäocyten. Letztere jedoch nicht allzu zahlreich, wie sie in jüngeren Knospen überhaupt nie sehr häufig zu finden sind. Ihr massenhaftes Auftreten in späteren Entwicklungsstadien ist höchstwahrscheinlich auf eine starke

Vermehrung der wenig zahlreichen in der Knospe vorhandenen Archäocyten zurückzuführen. Chiaster und epitheliale Zellen fehlen einstweilen noch.

Erst wenn die Knospe schon deutlich hervorgewölbt und der Stiel schon einigermaßen deutlich erkennbar ist, wird mit der Bildung dieser beiden letzteren Formen begonnen. Und zwar geht ihre Entwicklung Hand in Hand. Die Ausbildung beginnt am Grunde der Knospe, am Stiel. Dort sammeln sich die Chiasterbildungszellen in einfacher, doppelter oder mehrfacher Lage unter der Oberfläche an. Zu gleicher Zeit

Fig. 24.



kann man erkennen, daß an der Oberfläche epitheliale Zellen ihre Lage einnehmen. Die Oberfläche der Knospe ist also von nun an zunächst am Grunde mit einem Epithel umkleidet. Darunter liegen in einer deutlich erkennbaren, von feinen Fasern durchzogenen Zone in verschieden dichter Lage die Chiasterbildungszellen. Diese Zone ist durch einen dichten Faserstrang vom Innern der Knospe getrennt (Fig. 16 und 17). Allmählich schreitet der Chiasterüberzug nach oben fort, bis die Knospe schließlich völlig bedeckt ist. Sehr häufig kann man erkennen, daß am Grunde die Chiaster ausgeschieden sind, während weiter nach oben noch die Bildungszellen mit ihren unausgeschiedenen Granulationen liegen. Die Zellen mit fertig ausgeschiedenen Chiastern sind im mikroskopischen Bild, wie Fig. 17 zeigt, daran zu erkennen, daß sie leer sind, da die angewandte Flußsäure die Kieselsubstanz aufgelöst hat. Die Bildungszellen zeigt Fig. 16.

In dem Maße wie das Nadelskelet sich ausbildet, schreitet auch die gewebliche Ausprägung fort. Es beginnt jetzt die Hauptzeit der

Faserentwicklung, die ja, wie oben gezeigt, die Anordnung der Nadeln in ausgesprochenstem Maße beeinflußt.

In der Knospe sind jetzt alle Zellelemente vorhanden und sind durchaus diffus verteilt, so daß das Ganze einen rindenartigen Charakter hat. Dann kann man eine langsame Vermehrung der Archäocyten beobachten, die durch Teilungen erreicht wird, da ein weiteres Hineinwandern vom Muttertier her nicht zu erkennen ist. Mehr und mehr sammeln die Archäocyten sich im Centrum der Knospe und vermehren sich stark durch zahlreiche Teilungen, wie das auch Maas beschreibt. Wenn die Nadeln die weite fächerige Anordnung erreicht haben, kann man eine deutliche Sonderung im Gewebe erblicken. Nach außen hin unter der Chiasterschicht liegen die spindeligen und faserigen Elemente, nach innen in dichten Haufen, oft sich gegenseitig abplattend, die Archäocyten. Granulazellen sind in der äußeren Schicht ziemlich zahlreich (Fig. 25). Man kann also auf dieser Entwicklungsstufe der Knospe schon eine äußere rindenartige, von einer inneren markartigen Schicht unterscheiden. Auf dieses wichtige Stadium habe ich oben schon aufmerksam gemacht. Es entspricht bezüglich der Nadelstellung und der geweblichen Anordnung durchaus dem von Maas bei *Donatia lyncurium* beschriebenen, auf dem sich dort die Knospe ablöst.

Fig. 25.

Bei *Donatia ingalli* geht die Entwicklung der festsitzenden Knospe noch einen Schritt weiter, indem, wie schon geschildert, die fächerförmige Stellung der Nadeln in eine ausgesprochen radiäre übergeht. In histologischer Beziehung ändert sich in dieser Zeit in der Knospe von *Donatia ingalli* (im Gegensatz zu *Donatia maza*) nicht mehr viel. Die Archäocyten schließen sich im Mittelpunkt der Knospe, rings um den Treffpunkt der Nadelbündel noch dichter zusammen, und die Grenze zwischen ihnen und der rindenartigen Außenschicht wird schärfer.

Genau wie bei *Donatia lyncurium* ist bis zu diesem Entwicklungsstadium auch die Knospe von *Donatia ingalli* durchaus solide; es sind

noch keine Spuren von Hohlräumen oder von einem Kanalsystem vorhanden. Dann wird die Knospe frei, indem sie sich von dem als Stiel dienenden Nadelbündel langsam herunterschiebt. Sie sitzt zuletzt nur noch so lose an dem Stiele, daß die geringste Wasserströmung sie loslöst.

Da freigewordene Knospen in dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht vorhanden waren, muß ich die Untersuchung weiterer Entwicklungsstadien auf später verschieben, wenn es mir möglich sein wird, mir das dazu notwendige Material zu verschaffen.

Donatia maza.

Bei *Donatia maza* liegen bei der Knospenbildung die Verhältnisse in weitaus den meisten Fällen genau so wie bei *Donatia ingalli.* Nur in einigen wenigen, aber durchaus nicht unwesentlichen Punkten besteht ein Unterschied.

Die äußeren Vorgänge der Knospenbildung und ebenso die Entwicklung des Nadelskelets sind genau so wie bei *Donatia ingalli.* Äußerlich und bezüglich der Nadelstellung sind Knospen beider Formen nicht zu unterscheiden. Man findet allerdings bei *Donatia maza* häufig größere Knospen, als sie anscheinend bei der andern Form auftreten, aber da die Größe, wie oben gezeigt, ein absolut unwesentlicher Faktor ist, so dürfte dieses nur von untergeordneter Bedeutung sein.

Wesentlichere Unterschiede liegen auf histologischem Gebiet. Als erstes fällt das andersartige Aussehen der Granulazellen auf. Sie sind etwas kleiner als die entsprechenden Zellen von *Donatia ingalli.* Ihr Durchmesser beträgt etwa 10,4 : 7,8 μ. Während die Granulazellen von *Donatia ingalli* sehr plasmaarm sind, ist bei *Donatia maza* der gesamte Raum der Zelle von Plasma angefüllt (Fig. 26). Infolgedessen erscheint sie hier dunkler, als das dort der Fall ist. Der Kern gleicht dem von *Donatia ingalli*, auch er hat 1, 2 oder 3 Nucleolen. Die Granulakörperchen liegen in dem Plasma der Zelle eingebettet. Sie sind erheblich kleiner als die von *Donatia ingalli.* Nur ein Körperchen (manchmal, aber seltener, auch zwei) zeichnet sich vor den andern durch seine bedeutende Größe aus. Es ist meist größer als der Kern, während alle andern in der Größe weit hinter diesem zurückstehen. Diese Eigentümlichkeit ist so charakteristisch, daß es, namentlich schon bei schwächerer Vergrößerung, möglich ist, auf den ersten Blick Gewebe von *Donatia maza* von solchem von *Donatia in-*

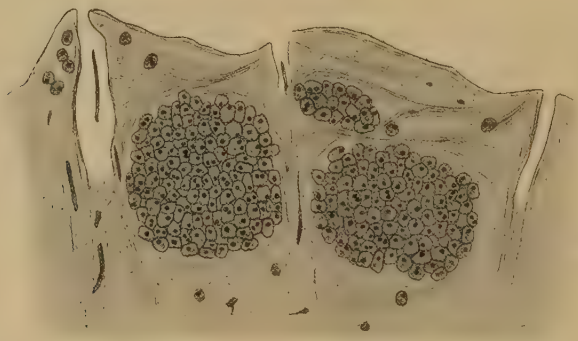
Fig. 26.

galli zu unterscheiden. Dort erkennt man schon bei schwächerer Vergrößerung die großen hellen Zellen mit den vielen mehr oder weniger gleichgroßen Einlagerungen, hier sind die Zellen dunkler, und man sieht in ihnen einen großen dunklen Körper, während alle andern Granulationen nur bei stärkerer Vergrößerung zu erkennen sind (Fig. 27).

Die übrigen Zellelemente, Archäocyten, spindelförmige und epitheliale Zellen und die Fasermassen, sind denen von *Donatia ingalli* durchaus gleich. Dasselbe gilt von ihrer Herkunft und Entstehungsweise.

Ein wichtiger Unterschied besteht noch in der Art der Lagerung der Granulazellen in der Rindenschicht des Schwammes. Genau so wie bei *Donatia ingalli* kommen sie nur dort, niemals in tieferen Lagen des

Fig. 27.



Mutterkörpers vor. Während aber bei der ersten Form die Granulazellen in der Rinde diffus verteilt liegen und sich nur unter der Oberfläche und an Knospungsstellen dichter anhäufen, sammeln sie sich bei *Donatia maza* in der äußeren Rinde häufig zu rundlichen Klumpen an. Sie sind zwar auch über die übrigen Rindenpartien verteilt, die Hauptmasse ist aber in diesen Ansammlungen gelagert. Diese Konglomerate haben aber nichts mit den von Maas und früheren Autoren beobachteten, von Maas als »separiertes Material für spätere Knospenbildung« angesprochenen Organen von *Donatia lyncurium* zu tun. Sie besitzen nie eine Spongienkapsel, und niemals vereinigen sich in ihrem Innern die einzelnen Zellen zu größeren Klümpchen. Ich betrachte diese Gebilde lediglich als eine besondere Art der Verteilung von Granulazellen in der Rinde von *Donatia maza*.

Maas beschreibt bei *Donatia lyncurium*, daß die Knospen sich in völlig solidem Zustand vom Muttertier loslösen, und meine Untersuchungen haben bei *Donatia ingalli* ganz dasselbe ergeben. Bei *Donatia maza* tritt jedoch schon eine ziemlich erhebliche Zeit vor der Loslösung

eine Ausprägung von Hohlräumen auf. Schon ehe die radiäre Anordnung der Nadeln erreicht ist, kann man dicht unter der Oberfläche der Knospe kleine Hohlräume auftreten sehen. Mit fortschreitender Entwicklung werden diese Hohlräume größer (Fig. 28). Sie sind schließlich rund um die Knospe verteilt, nur in der Nähe des Stieles fehlen sie. Oft trennt nur eine ganz dünne Schicht von Epithelzellen die Hohlräume von der Außenwelt. Eine Lage von typischen Epithelzellen kleidet die Hohlräume aus (Fig. 33). Auf dieser Figur sind Wände zweier großer Hohlräume abgebildet; in der sie trennenden Gewebsschicht liegt ein weiterer sehr kleiner Hohlraum, der auch mit Epithel ausgekleidet ist. Diese Beobachtung stimmt mit der von Deszö bei *Donatia lyncurium* gemachten überein. Dieser schreibt, Knospen von 1 mm Durchmesser seien solide, während solche von 2 mm Durchmesser Hohlräume, die von Epithelzellen ausgekleidet seien, besäßen.

Fig. 28.

So zeigen die Vorgänge bei der Knospung doch recht beträchtliche Unterschiede zwischen den beiden nahe verwandten *Donatia*-Arten. Die histologischen Verschiedenheiten, die sich bei der Entwicklungsgeschichte der beiden Formen feststellen lassen, sind möglicherweise von größerer Bedeutung für die systematische Unterscheidung, da seither, wie bei der überwiegend größten Mehrheit der Schwämme, nur die Verschiedenheiten des äußeren Habitus und der verschiedenen Nadelarten bzw. deren Lagerung zugrunde lag.

Im Jahre 1879 fand F. E. Schulze in Exemplaren von *Spongelia pallescens* des Adriatischen Meeres zwei symbiotisch lebende Algenarten: Callithamnion membranaceum und eine neue Oscillarie, die er *Oscillaria spongeliae* benannte (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 32. 1879). Gomont (M. Maurice Gomont, Monographie des Oscillariées 1893) stellte diese Oscillarie zur Gattung *Phormidium* unter dem Namen *Phormidium spongeliae*.

In einer ganzen Anzahl von Exemplaren von *Donatia maza* aus St. Thomé fand ich große Mengen von Schizophyceen, und zwar von Oscillarien, wie mir Herr Dr. Schmidt vom Marburger botanischen

Institut bestätigte, dem ich auch an dieser Stelle für seine liebenswürdigen Bemühungen bestens danken möchte. Da meines Wissens weder vor noch nach F. E. Schulze Oscillarien in Schwämmen gefunden wurden, dürfte ein kurzes Eingehen auf meine Befunde berechtigt sein.

Die Algen liegen oft in wirren Haufen im Schwammgewebe. Oft liegen sie so dicht, daß man vom Gewebe des Schwammes nichts mehr erkennen kann. Besonders häufig findet man sie in der Rindenschicht und dort wieder am zahlreichsten in der äußeren. Im Mark des Schwammes finden sie sich nur vereinzelt. Wie Fig. 29 zeigt, sind auch

Fig. 29.

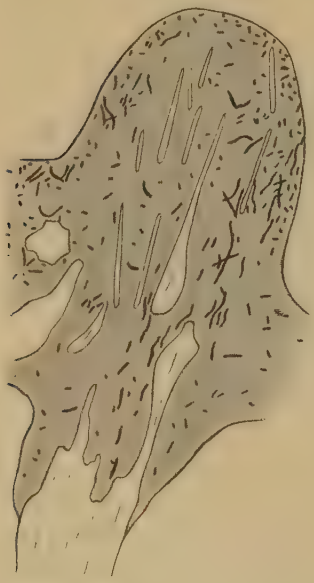


Fig. 30.

die Knospen oft dicht von den Oscillarien durchsetzt. Sie werden offenbar bei der Knospenbildung aus dem Muttertier mit übernommen. Durch Querwände, die deutlich erkennbar sind, sind die z. T. recht langen Fäden in einzelne scheibenförmige Zellen geteilt. In den Zellen kann man unschwer, allerdings nicht deutlich umgrenzt, den Centralkörper erkennen. Einzelne Glieder der langen Fäden sind sehr häufig in Teilung begriffen (Fig. 30 u. 31). Außerdem findet man in großer Menge die für diese Schizophyceen charakteristischen Fortpflanzungskörper, die Hormogonien (Fig. 30).

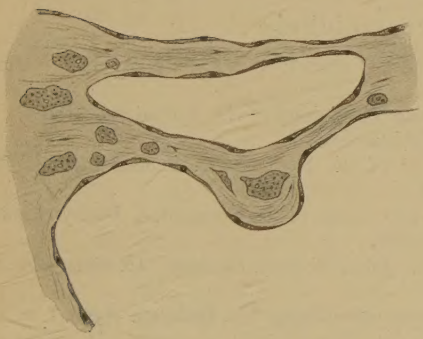
Ob es sich bei diesen Oscillarien um eine schon bekannte oder eine noch unbekannte Species handelt, vermag ich nicht anzugeben. Beschreibung und Abbildungen von F. E. Schulze und Gomont von

Phormidium spongeliae stimmen jedoch mit der meinigen so sehr überein, daß ich die von mir gefundene Form wenigstens zur Gattung *Phormidium* stellen zu dürfen glaube. Nach den Angaben von Kirchner (in: Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, I. Teil, 1a und 1b Abt. 1900) besitzen die Formen der Gattung Phormidium eine Gallertscheide. Da weder F. E. Schulze bei seiner Form eine Gallertscheide beschreibt, noch ich bei der meinigen eine solche nachzuweisen vermag, so ergibt sich die Frage, ob die bei freiem Vorkommen Scheiden besitzenden Oscillarien diese Scheiden bei den veränderten Lebensbedingungen in dem tierischen Gewebe verlieren. Die zahlreichen Tei-

Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 33.



lungszustände der Oscillarien und das häufige Vorkommen von Hormogonien beweist, daß sich die Algen in normalem Zustande befinden, also in ihnen zuträglichen Verhältnissen leben. Anderseits ist auch das Schwammgewebe durchaus intakt. Dieser Umstand scheint mir dafür zu sprechen, daß es sich hier um ein symbiotisches Zusammenleben handelt. Diese Lebensweise ist möglicherweise nicht ohne Einfluß auf die Oscillarie (siehe auch F. G. Kohl, Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle, 1903).

Der Verfasser der vorstehenden Arbeit, (geb. 29. Juli 1889 in Gießen) betrieb seine naturwissenschaftlichen, besonders zoologischen Studien,

an den Universitäten Gießen, Kiel und Marburg, sowie an der Biologischen Station auf Helgoland. Am 8. Juli 1914 legte er die mündliche Doktorprüfung in Marburg ab, und trat bei Kriegsausbruch Anfang August als Kriegsfreiwilliger beim Hessischen Inf.-Regt. Nr. 116 (Kaiser Wilhelm) in Gießen ein. — Am 8. Oktober rückte er mit der Ersatzkompagnie zu seinem Regiment ins Feld, voll hoher Begeisterung und freudiger Zuversicht, die aus allen seinen in die Heimat gelangten Nachrichten herausklang. Bei den schweren Kämpfen des 18. Armeekorps westlich von Roye wurde das Regiment 116 vom 31. Oktober bis 2. November zu mehrfachem Sturmangriff auf das Dorf Le Quesnoy angesetzt, wo er bei einem nächtlichen Angriff in der Frühe des 1. November beim Vorstürmen und Überspringen eines feindlichen Schützengrabens zuletzt gesehen wurde. Seitdem konnten wir, wie seine Angehörigen, keine weiteren Nachrichten mehr von ihm oder über ihn, erhalten. Sollten wir ihn nicht wiedersehen, wie nach allen vergeblichen Erkundigungen mit schmerzlichem Bedauern anzunehmen ist, so werden wir ihm allzeit ein treues Andenken bewahren.

Im Namen der Angehörigen des Zoologischen Instituts
E. Korschelt.

Literaturverzeichnis.

Baer, Leop., Silicispongien von Sansibar, Kapstadt und Papete. Arch. f. Naturgesch. Bd. 72. I. 1906.

Bowerbank, J. S., On the Anatomy and Physiology of the Spongiadae. 1862.

—— A monograph of the British Spongidae. 1864.

—— Contributions to a General History of the Spongiadae. Proceedings of the Zool. Society of London. 1872.

Carter, H. J., Contributions to our knowledge of the Spongidae. Pachytragida. Ann. Mag. Nat. Hist. Bd. 11. 1883.

Delage, Y., Embryogénie des éponges. Arch. de zool. expérim. II. série. Bd. X. 1892.

Deszö, B., Die Histologie und Sprossenentwicklung der Tethyen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879.

—— Fortsetzung der Untersuchungen über *Tethya lyncurium autorum*. Ibid. Bd. XVII. 1879—1880.

Hentschel, E., Die Kiesel- und Hornschwämme der Aru- und Kai-Inseln. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. 34. Bd. 1912.

Korschelt u. Heider, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Allgem. Teil. 4. Lief. 2. Hälfte. 1910.

v. Lendenfeld, R., Die Clavulina der Adria. Nova Acta Leop.-Carol. Bd. 69. 1896.

—— *Tetraxonia*. Das Tierreich. 19. Lief. 1903.

—— *Tetraxonia*. Ergeb. d. deutsch. Tiefsee-Exped. 1907.

Lindgren, N. G., Beitrag zur Kenntnis der Spongienfauna des malaiischen Archipels und des chines. Meeres. Zool. Jahrb. System. Abt. Bd. 11. 1898.

Maas, O., Die Metamorphose von *Esperia lorenzi*, nebst Beobachtungen an andern Schwammlarven. Mitt. Zool. Station Neapel. Bd. X. 1892.

—— Die Auffassung des Spongienkörpers und einige neuere Arbeiten über Schwämme. Biol. Centralblatt Bd. XII. 1892.

Maas, O., Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb. Morph. Abt. Bd. VII. 1894.
—— Die Entwicklung der Spongien. Zool. Centralblatt. V. Jahrg. 1898.
—— Über Entstehung und Wachstum von Kieselgebilden bei Schwämmen. Sitzber. math.-phys. Kl. Münch. Akad. d. Wiss. Bd. 30. 1900.
—— Porifera. Zool. Jahresber. Zool. Stat. Neapel. 1901.
—— Die Knospenentwicklung der *Tethya* und ihr Vergleich mit der geschl. Fortpflanzung der Schwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70. 1901.
—— Zur Entwicklung der Tetractinelliden: die Metamorphose v. *Placina monolopha*. Verh. deutsch. Zool. Ges. Vers. 19. 1909.
—— Über Involutionserscheinungen bei Schwämmen und ihre Bedeutung für die Auffassung des Spongienkörpers. Festschrift Hertwig. III. Bd. 1910.
—— Über Nichtregeneration bei Spongien. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. 30. 1910.
Merejkowsky, C., Etudes sur les éponges de la Mer blanche. Mémoires de l'Acad. d. scienc. de St. Pétersbourg. 1878.
—— Réproduction des éponges pur bourgeonnement extérieur. Arch. de zool. expérim. Sér. I. Bd. VIII. 1879—1880.
Metschnikoff, E., Beiträge zur Morphologie der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.
—— Spongologische Studien. Ibid. Bd. 32. 1879.
Minchin, E. A., Sponge-Spicules. Ergeb. Fortschr. Zool. Bd. 2. 1909.
—— The Porifera in Lancester. Treatise on Zool. 1900.
Schmidt, O., Die Spongien des adriatischen Meeres. 2. Suppl. 1866.
—— 3. Suppl. Die Spongien der Küste von Algier. 1868.
—— Zur Orientierung über die Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. 1875. Suppl.
Schulze, F. E., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875—1881.
Selenka, E., Über einen Kieselschwamm von achtstrahligem Bau und über die Entwicklung der Schwammknospen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33. 1880.
Sollas, W. J., Report on the Tetractinellida. Challenger Report. Zool. Bd. 25. 1888.
Thiele, Joh., Kieselschwämme von Ternate I. u. II. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. Heft 1 u. 4. 1903.
Topsent, E., Etude monographique des spongiaires de France. III. Monaxonida. Arch. de zool. expérim. III. série. Vol. VIII. 1900.
Vaillant, L., Note sur la vitalité d'une éponge de la famille des Corticata, la *Tethya lyncurium*. Compte rendu Acad. des Sciences Bd. LXVIII. 1809.
Vasseur, G., Réproduction asexuelle de *Leucosolenia botryoïdes*. Arch. de zool. expérim. Tome VIII. 1879 u. 1880.
Vosmaer, G. C. J., Porifera. Bronns Klassen und Ordn. d. Tierreichs. 1887.

Lebenslauf.

Geboren bin ich, Ernst Ludwig Christoph Heinrich Hermann Eichenauer evangel. Konfession, hessischer Staatsangehörigkeit, am 29. Juli 1889 zu Gießen als Sohn des Fabrikanten Hermann Eichenauer.

Von Ostern 1895 bis Ostern 1899 besuchte ich die Vorschule und Sexta des großherzoglichen Gymnasiums meiner Vaterstadt, von Ostern 1899 ab das dortige großherzogliche Realgymnasium, an dem ich Ostern 1908 die Reifeprüfung bestand.

Dann widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften, insbesondere der Zoologie. Die ersten 4 Semester, Ostern 1908 bis Ostern 1910 studierte ich in Gießen. Meine dortigen akademischen Lehrer in Vorlesungen und Übungen waren: Elbs, Hansen, Naumann, Spengel. Das S. S. 1910 verbrachte ich in Kiel. Dort belegte ich Vorlesungen und Übungen bei: Brand, Dieterici, Küster, Reincke. Den Rest meines Studiums von W. S. 1910/1911 bis jetzt verbrachte ich in Marburg, die letzten Semester mit der Abfassung meiner Doktorarbeit beschäftigt. Meine Marburger akademischen Lehrer waren: Andrée, Bonhoff, Harms, Kayser, Korschelt, Meyer, Richarz.

Während der Sommerferien 1911 und 1912 arbeitete ich je einige Wochen an der Kgl. biologischen Anstalt auf Helgoland. Die mündliche Doktorprüfung bestand ich am 8. Juli 1914. Zu Beginn des Krieges trat ich als Kriegsfreiwilliger in das Heer ein.

Über das weitere Schicksal des Verfassers ist am Schluß der Arbeit berichtet worden.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.